

УДК 576.895.771

**ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS*
В ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ НИЗКОГОРИЙ
ВОСТОЧНО-САЯНСКОГО ХРЕБТА**

© Ю. С. Коротков

ФГБУ «Институт полиомиелита и
вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова» РАМН
Киевское шоссе, 27-й км, Москва, 142782
E-mail: tbe_tbd@mail.ru
Поступила 01.11.2013

Приводятся данные по онтогенезу таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 в природных условиях темнохвойных лесов низкогорий Восточного Саяна (Кемчугское нагорье, GPS: 56°10' N, 91°30' E). Напитавшиеся личинки и нимфы развиваются с морфогенетической диапаузой или без нее в соотношении 77.25/22.75 и 43.43/56.57 % соответственно. Гипотетическая сезонная гемипопуляция голодных имаго состоит из 34.5 ± 4.5 , 50.1 ± 1.3 , 13.2 ± 4.0 и 2.2 % особей, прошедших трех-, четырех-, пяти- и шестилетний цикл развития. Средняя продолжительность поколения — 3.83 ± 0.10 года. Составлена «Таблица выживания», характеризующая вероятность доживания от яйца до взрослой особи.

Ключевые слова: *Ixodes persulcatus*, жизненный цикл, морфогенетическая диапауза, «Таблица выживания», популяционная пирамида, демография популяции паразитов.

Хотя основные черты биологии таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Acarina, Ixodidae) (Филиппова, 1985) установлены, в эпидемиологии и эпизоотологии клещевых инфекций возросла потребность в точном знании популяционных механизмов, определяющих численность таежного клеща. Для этого необходимы демографические исследования по анализу механизмов адаптации клещей к смене времен года, фото- и терморитмам на основе прецессионной оценки разных по продолжительности вариантов циклов развития таежного клеща, а также их изменчивости.

Цель аналитического исследования — обобщение данных по демографической структуре *I. persulcatus*, накопленных в 1985—2013 гг. в Средней Сибири. Демографическая структура проанализирована на собственном материале ввиду отсутствия других публикаций. Демографический анализ представляет одну из основных форм популяционного исследова-

ния, оценивающего выживаемость и смертность животных в ходе онтогенеза. Эту зависимость представляют в виде «Таблицы выживания» (Коли, 1979; Коротков, Кисленко, 2001). Принципиальная схема демографического анализа иксодовых клещей разработана ранее (Сердюкова, 1948). «Таблица выживания» включает оценку сроков индукции морфогенетической диапаузы напитавшихся личинок и нимф, абсолютную численность всех фаз развития таежного клеща и сезонную динамику прокормления активных личинок, нимф и самок. Исследуют соотношение сытых личинок и нимф, развивающихся с диапаузой или без нее, возрастной состав сезонных гемипопуляций голодных взрослых клещей. В экологических исследованиях, касавшихся демографической структуры *I. persulcatus* (Поспелова-Штром, Рашина, 1968; Жмаева, 1969; Наумов, Рубина, 1970; Наумов, 1975; Филиппова, 1985; Окулова, 1986), методические трудности различных этапов не позволяли достичь реалистичности демографических моделей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые наблюдения проведены в 1986—1991 гг. в долинных темнохвойных лесах западных отрогов Восточно-Саянского хребта (GPS: 56°10' N, 91°30' E). Онтогенез *I. persulcatus* изучали путем закладывания группы особей конкретных фаз развития в лесную подстилку с последующей проверкой их выживания и смертности, определения сроков индукции диапаузы напитавшихся личинок и нимф, сроков их линьки. Традиционные методы полевых исследований таежного клеща не эффективны для оценки демографических параметров (Коротков, Кисленко, 2001; Коротков, 2004). Успех в данном направлении возможен на основе специальных методик, включающих учет абсолютной численности всех фаз развития клеща, определение сроков индукции диапаузы напитавшихся личинок и нимф, абсолютный учет численности прокормителей всех транзитных фаз развития клеща. Поэтому разработаны методические приемы, позволяющие избегать грубых ошибок при оценке демографических параметров (Коротков, Кисленко, 1991, 1994, 1995, 1997). Особое внимание уделялось способам устранения неспецифической смертности клещей в полевых опытах за счет следующих приемов.

1. Использование живоловок вместо капканчиков, что избавило от необходимости оценивать число клещей, сползающих с мертвых зверьков.

2. Проблема недоучета эктопаразитов снималась также за счет содержания живых отловленных зверьков в специальных клетках с сетчатым дном, в которых зверьки выдерживаются на протяжении 3—5 дней, достаточных для отпадения всех напитавшихся паразитов.

3. Осмотр животных, добытых отстрелом, производился более тщательно, чем рекомендовалось ранее, за счет более внимательного осмотра всей поверхности добытого животного и трехкратных повторных осмотров каждого зверька или птицы. Тушки животных помещали в бязевые мешочки и содержали в холодильнике между каждым осмотром.

4. Внесены определенные поправки, повышающие реалистичность оценки абсолютной численности мелких млекопитающих на огороженных

Таблица 1

Параметры критического периода индукции морфогенетической диапаузы
напивавшихся личинок и нимф *Ixodes persulcatus*
(Кемчугское нагорье, 56°10' N, 91°30' E)

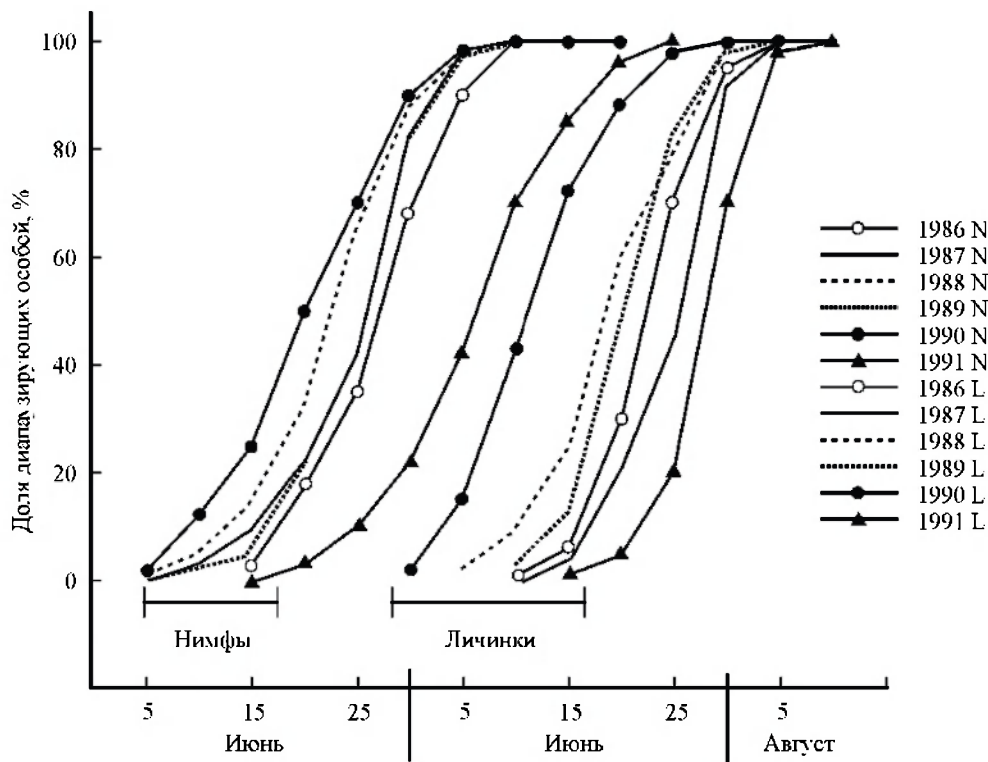
Table 1. Parameters of the critical period of morphogenetic diapause initiation
for engorged larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus*
(Kemchug upland, 56°10' N, 91°30' E)

Параметры	Год						Всего, среднее
	1986	1987	1988	1989	1990	1991	
Личинки							
Личинок в опыте	107	638	209	413	226	127	1720
Критическая дата (T ₅₀)	23.VII	24.VII	29.VII	18.VII	11.VII	28.VII	21.VII
Критическая длина дня	16 ч 38 мин*	16 ч 34 мин	16 ч 48 мин	16 ч 54 мин	17 ч 12 мин	16 ч 20 мин	16 ч 45 мин
Нимфы							
Нимф в опыте	30	139	249	73	82	41	614
Критическая дата (T ₅₀)	26.VI	24.VI	22.VI	25.VI	19.VI	6.VII	25.VI
Критическая длина дня	17 ч 37 мин	17 ч 37 мин	17 ч 37 мин	17 ч 37 мин	17 ч 36 мин	17 ч 23 мин	17 ч 37 мин

и неогороженных площадках живоловок (Коротков, 1985, 2004; Бернштейн и др., 1994). Исследование соотношения абсолютной и относительной численности выявило, что по мере повышения численности зверьков в течение сезона относительные показатели численности зверьков и прокормления личинок и нимф все более отстают в пропорциональном отношении от соответствующих абсолютных значений. При высокой численности зверьков различия достигают 3—4-кратной величины. Использование только относительной численности зверьков (число зверьков на 100 ловушко-суток, л. с.) приводит к смещенной оценке числа прокормленных клещей и неверному выводу о низкой практической значимости диапаузирующих личинок и нимф в определении возрастного состава голодных взрослых клещей.

Исследование сроков индукции морфогенетической диапаузы личинок и нимф в естественной среде обитания проводилось по Короткову и Кисленко (1991). Всего в лесную подстилку было заложено 1720 личинок и 614 нимф (табл. 1). В качестве обобщенных данных, отражающих ход подготовки клещей к диапаузе, использовали пробит-анализ (Finney, 1947) (см. рисунок). Изменчивость фотопериодической реакции (ФПР) оценивали по критической дате ухода в диапаузу 50 % особей в партиях клещей, напивавшихся в определенную дату (T₅₀), и соответствующей критической длине дня (КДД₅₀).

Модифицированный «метод закладок» (Коротков, Кисленко, 1991) позволил минимизировать неспецифическую смертность клещей. Средняя многолетняя смертность сытых личинок и нимф от момента их помещения в лесную подстилку до линьки в следующую фазу развития составила все-



Сезонные изменения сроков индукции морфогенетической диапаузы сытых личинок и нимф таежного клеща в темнохвойных лесах Кемчугского нагорья.

По оси абсцисс — месяцы, пятidineвки; по оси ординат — доля диапаузирующих особей, в 1986—1991 гг., %.

Seasonal fluctuation of the initiation dates of morphogenetic diapause for engorged larvae and nymphs (%); y-axis — percentages of diapausing stages, x-axis — months and 5-day intervals.

го 5.1 и 8.9 % и не превышала в отдельные годы 9.3 и 10.8 % (Коротков, Кисленко, 1991). При использовании других методик она достигала 84 (Бабенко, Рубина, 1968) и 90 % (Жмаева, 1969).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В совершенной системе сезонных адаптаций иксодовых клещей важнейшая роль принадлежит диапаузе (Белозеров, 1968, 1981, 1995; Fujisaki et al., 1973; Коротков, Кисленко, 1991; Коротков, 2004, 2008). У таежного клеща способностью к диапаузе обладают голодные и сытые личинки и нимфы, а также голодные взрослые клещи текущего года рождения. Сытые самки и яйца перезимовывают очень редко и практически не влияют на демографический состав популяций (Бабенко, Рубина, 1961; Качанко, 1978). Диапаузу голодных особей (личинки, нимфы, имаго) относят к категории поведенческой, а диапаузу сытых личинок и нимф — к категории морфогенетической (Белозеров, 1968). Отличительный признак последней — задержка линьки в морфогенезе. Морфогенетическая диапауза ин-

дуцируется обычно у особей, напивавшихся во второй половине лета. Это эволюционная адаптация к благополучной зимовке напивавшихся личинок и нимф. Поведенческая диапауза предотвращает питание голодных личинок и нимф осенью, когда этим клещам может не хватить тепла для дальнейшего развития (Сердюкова, 1960; Бабенко, Рубина, 1968). Две формы диапаузы взаимно дополняют друг друга и способствуют упорядочению сезонного развития преимагинальных фаз развития, обеспечивая надежный зимующий запас личинок и нимф, представленный особями двух категорий — голодными (в состоянии поведенческой диапаузы) и сытыми (в состоянии морфогенетической диапаузы). В системе сезонных адаптаций таежного клеща важная роль принадлежит также имагинальной поведенческой диапаузе, предотвращающей послелиночную активацию взрослых клещей в осенний период (Белозеров, 1981).

Лишь единичные исследования посвящены роли диапаузы в жизненном цикле таежного клеща, хотя диапауза членистоногих в целом хорошо изучена (Данилевский, 1961, 1972; Loew, 1962; Wilde, 1962; Adkisson, 1964; Beck, 1980; Saunders, 1981; Tauberg et al., 1985).

Установлено, что ФПР участвует в регуляции морфогенетической диапаузы у личинок и нимф как европейского лесного (Белозеров, 1965; Loew, 1962), так и таежного клещей (Бабенко, Платонова, 1965). Показано, что способ развития сытых личинок и нимф определяется фотопериодическими условиями их содержания до и после питания в соответствии с нормами длиннодневной фотопериодической реакции, т. е. бездиапаузное развитие индуцируется в период увеличения светлой части суток по достижении максимума солнцестояния. Снижение продолжительности светлой части суток служит одним из индукторов диапаузы личинок и нимф (Хейсин и др., 1955; Бабенко, Рубина, 1961; Беляева, Рябова, 1971; Качанко, 1978; Коротков, Кисленко, 1995).

В лесах Кемчугского нагорья первые диапаузирующие особи появляются среди личинок и нимф, напивавшихся соответственно в начале июля и первой декаде июня (см. рисунок). Самая ранняя индукция была отмечена в 1990 г., когда первые диапаузирующие личинки встречались среди особей, напивавшихся 20 июля, а нимфы — 29 мая. Последние клещи, развивающиеся без диапаузы, отмечались среди личинок и нимф, напивавшихся соответственно до 25 июля и 30 июня. В отдельные годы (1991) этот срок увеличивался до 2 августа и 20 июля.

Критическая дата меняется по годам в довольно значительных пределах: у личинок с 11 по 28 июля (9 дней), у нимф с 19 июня по 6 июля (17 дней). Средняя многолетняя величина T_{50} приходится соответственно на 21 июля и 25 июня (табл. 1). Критическая дата нимфальной диапаузы наступает почти на месяц раньше личиночной. Хотя продолжительность установленных пределов величины T_{50} у личинок и нимф совпадает, соответствующие пределы для критической длины дня существенно различаются (16 ч 20 мин—17 ч 12 мин и 17 ч 23 мин—17 ч 37 мин). Разница между величиной KDD_{50} в отдельные годы достигает 53 мин у личинок и только 14 мин у нимф.

Несоответствие в пределах годовых колебаний величины T_{50} и KDD_{50} обусловлено тем, что массовая подготовка к нимфальной диапаузе приходится на максимум летнего солнцестояния, захватывая период мед-

ленного увеличения и последующего, столь же медленного, сокращения длины дня. Индукция личиночной диапаузы приходится на июль, когда с каждым последующим днем длина светлой части суток быстро сокращается.

Массовый переход от бездиапаузного развития к развитию с диапаузой (от 20 до 80 %) протекает в довольно короткий период, занимающий в среднем у личинок 10 (8—16), а у нимф 6 (3—10) сут. Длина дня за это время изменяется соответственно на 19 и 6 мин.

Приведенные данные указывают на непостоянство фотопериодического порога бездиапаузного развития напивавшихся преимагинальных фаз развития таежного клеща в центральных районах Средней Сибири. Индукция диапаузы существенно зависит от температуры и количества выпадающих осадков (Коротков, Кисленко, 1995). Индукция личиночной и нимфальной диапаузы начинается раньше, если начало лета бывает прохладным и сопровождается выпадением большого количества осадков. Наши данные по диапаузе *I. persulcatus* подтверждают вывод, что прочность ФПР у членистоногих зависит от взаимодействия с климатическими параметрами (Горышин, Тыщенко, 1968; Bunning, 1969; Данилевский, 1972; Beck, 1980; Заславский, 1984; Волкович и др., 1997).

Абсолютное обилие клещей и их хозяев

Абсолютное обилие голодных взрослых клещей и напивавшихся самок.

Учет абсолютный численности голодных половозрелых клещей основан на полном их вылове на специальных площадках (Олсуфьев, 1953; Хижинский, 1963). Оценка абсолютной численности возможна и по результатам относительных учетов (Морозов, 1960; Колонии и др., 1975; Барановский, Коренберг, 1980; Коренберг, Ковалевский, 1982). Активация клещей после зимовки длится около 2 мес. (Бабенко, 1956; Лыков, 1966; Арумова, Рубина, 1974; Филиппова, 1985) и может достигать 3 мес. (Коротков, Кисленко, 1994). Поэтому приходилось проводить обловы площадок в течение всего сезона активности клещей по 3—4 раза в неделю.

Абсолютный учет клещей в нашей модификации проводился на площадке 3400 м². Параллельно с абсолютной численностью учитывали и относительную численность на смежных участках стационара. Установлено, что на опытной площадке в сезонный пик активности за один облов собирается в среднем $55.1 \pm 1.5 \%$ (53.0—61.0) всего сезонного запаса клещей (Коротков, Кисленко, 1997), что позволяет оценить абсолютную численность как по результатам полного вылова клещей на площадках, так и по значениям относительной численности. Коэффициент корреляции между абсолютным и относительным обилием клещей достигает 0.98 при $P < 0.01$ (Коротков, Кисленко, 1994).

Многолетние средние абсолютные значения численности составили на опытной площадке и по всему стационару соответственно 1033 ± 29 и 1064 ± 30 особей на 1 га. За 5 лет наблюдений эта численность изменялась в пределах 641—1950 и 647—1496 особей. Из этого количества голодных активных взрослых клещей находят хозяев всего около 10 самок (табл. 2). Сравнение численности голодных и напивавшихся самок показывает, что

Таблица 2

Число самок *Ixodes persulcatus*, напитавшихся кровью птиц и млекопитающих в среднем на 1 га за 1986—1991 гг.

Table 2. The number of the blood-engorged *Ixodes persulcatus* females fed on birds and mammals; the data of 1986—1991 per 1 ha

Группа или вид хозяина	Осмотрено животных	Обилие прокормителей	Средневзвешенный индекс обилия клещей	Число прокормленных клещей	
				Всего	%
Птицы	495	0.642	0.019	0.09	0.9
Заяц-беляк	18	0.068	18.0	9.56	94.7
Белка	122	0.065	0.323	0.16	1.6
Бурундук	871	1.26	0.019	0.19	1.9
Лось*		0.0005	22.0	0.09	0.9
Всего	1292			10.09	100

Примечание. * — усредненная оценка для предгорных лесов Алтае-Саянской горной страны (по: Дулькейт, 1964; Смирнов, 1967; наши данные).

только 1.7—3.1 % самок получают возможность напитаться кровью хозяев. Основным прокормителем самок служит заяц-беляк, который выкармливает в среднем 9.56 особей/га, или 94.7 % от числа прокормленных всеми видами позвоночных животных (табл. 2).

Абсолютные показатели прокормления личинок и нимф

Обилие мелких млекопитающих (мелкие грызуны и землеройки) значительно превосходит обилие всех остальных видов и групп прокормителей (95—98 %; Коротков, Кисленко, 2001). Среднее многолетнее обилие мелких грызунов в расчете на 1 га в начале весенне-летнего сезона составляет 50—70, а в конце достигает 230—300. Обилие землероек ниже и составляет в соответствующие периоды 14—16 и 150—180.

Период активности личинок и нимф длится с конца 1—2-й декады мая до конца августа, а иногда захватывает и 1-ю декаду сентября. Среди млекопитающих среднего размера заметную роль в прокормлении преимагинальных фаз развития клеща играет бурундук благодаря его достаточно высокой численности и высоким индексам обилия клещей на нем. Обилие бурундука до выхода молодых особей из нор достигало 1.10—1.35 особей на 1 га, а после выхода — 2.0—3.0 особи (Кисленко, Коротков, 1990). Один только бурундук выкармливает почти в 3 раза больше личинок, чем все птицы (207 и 74) и в 2.3 раза больше нимф (319 и 138). Его доля в общей сумме всех прокормленных нимф достигает 15.5 % и уступает только доле нимф, прокормленных всеми видами мелких млекопитающих (табл. 3).

Табл. 3 иллюстрирует абсолютные и относительные показатели прокормления личинок и нимф основными группами таежных позвоночных животных. Мелкие грызуны доминируют в прокормлении как личинок,

Таблица 3

Абсолютные и относительные средние многолетние показатели прокормления личинок и нимф *Ixodes persulcatus* на различных видах и группах позвоночных животных по данным за 1986—1991 гг.

Table 3. Mean parameters of the *Ixodes persulcatus* feeding on different species of vertebrates, for larvae and nymphs, numbers per ha and percentage values, 1986—1991

Вид и группа прокормителей	Показатель прокормления (особей/га)		Доля прокормленных клещей, %	
	Личинки	Нимфы	Личинки	Нимфы
Птицы 1-й группы	74	138	0.64	6.69
Прочие виды птиц	32	66	0.27	3.2
Землеройки	1305	67	11.21	3.25
Заяц-беляк	7	16	0.06	0.77
Белка	9	29	0.08	1.41
Бурундук	207	319	1.78	15.46
Мелкие грызуны	10005	1422	85.93	68.93
Прочие виды	<4	<6	0.03	0.29
Всего	11643	2063	100	100

так и нимф. Эти теплокровные выкармливают за сезон свыше 10 тыс. личинок и 1.4 тыс. нимф на 1 га, что в процентном выражении от суммы клещей, выкормленных всеми видами и группами позвоночных, составляет примерно 85.9 и 68.9 % (табл. 3). Землеройки, несмотря на их многочисленность, выкармливают всего 11.2 % личинок и 3.25 % нимф. Данные табл. 3 позволяют рассчитать, что всего на мелких млекопитающих (мелкие грызуны и землеройки) питается 97.1 % личинок и 72.2 % нимф. Все виды таежных птиц (птицы, собирающие корм на земле и прочие виды птиц) служат прокормителями менее 1 % личинок и приблизительно 10 % нимф. Белка и заяц прокармливают всего 0.14 % личинок и 2.2 % нимф. Все виды теплокровных животных, отмеченные в табл. 3, за сезон выкармливают 11 643 личинок и более 2000 нимф на 1 га.

Вероятность развития таежного клеща по 3—6-летнему циклу

Представленные выше данные позволяют провести реконструкцию жизненного цикла таежного клеща (Коротков, 2004) с использованием соотношения доли клещей, развивающихся с диапаузой или без нее (табл. 4).

Варьирование сроков индукции диапаузы в сочетании с особенностями сезонного хода активности ювенильных форм развития таежного клеща и их прокормителей служит причиной широкой изменчивости доли клещей, развивающихся с диапаузой или без нее. Доли личинок и нимф, проходящих развитие без диапаузы, составляют 77.2 ± 4.7 (56.2—88.8) и 43.4 ± 5.4 (26.6—57.3) % соответственно (табл. 4). Доли личинок и нимф, развивающихся с диапаузой, — 22.75 ± 5.42 (11.2—43.8) и 54.35 ± 4.17 (42.7—73.4) % . Возможность повторной диапаузы у личинок не отмечена.

Таблица 4

Изменение доли сытых личинок и нимф, развивающихся с диапаузой или без нее; за сезон «n» принимается год откладки яиц и вылупления голодных личинок

Table 4. Percentages of engorged larvae and nymphs, developing with or without diapause; n is the year of oviposition and unfed larvae hatching

№ п/п	Год наблюдений (n)	Личинки в сезон (n + 1)		Нимфы в сезон (n+2)		Нимфы в сезон (n + 2)
		Перелиняли в сезон n+1	Перелиняли в сезон n + 2	Перелиняли в сезон n + 2	Перелиняли в сезон n + 3	Перелиняли в сезон n + 4
1	1986	80.6	19.4	49.6	50.4	—
2	1987	76.1	23.9	45.6	54.5	—
3	1988	75.5	24.5	34.8	51.8	13.4
4	1989	56.2	43.8	26.6	73.4	—
5	1990	88.8	11.2	46.7	53.3	—
6	1991	86.8	13.7	57.3	42.7	—
M ± SE		77.25 ± 4.74	22.75 ± 5.42	43.43 ± 4.48	54.35 ± 4.17	2.23 ± 2.23

Сытые нимфы иногда проходят повторную диапаузу. Так, 13.4 % нимф, напивавшихся в 1988 г., перелиняло в имаго только в 1990 г. (табл. 4). Вероятность повторной диапаузы у нимф составляет по средним многолетним значениям 2.2 % (табл. 5, столбец P6).

Оценка продолжительности цикла развития производится по следующей схеме (табл. 5). Обозначим долю клещей, проходящих 3-, 4-, 5- и 6-летний цикл, как P3, P4, P5 и P6. Исходные значения для расчета этих величин берут из табл. 5. Величина P3, вероятность развития клеща по 3-летнему циклу, представляет собой произведение доли личинок, развивающихся без диапаузы на долю бездиапаузных нимф. Величина P4 (вероятность 4-летнего цикла) получается путем суммирования доли клещей, прошедших развитие с диапаузой только на фазе личинки (P4-L) или только на фазе нимфы (P4-N). Величина P4-L рассчитывается как произведение доли диапаузирующих личинок (столбец 4 в табл. 4) и доли бездиапаузных нимф (столбец 4 в той же таблице). Величина (P4-N) рассчитывается как произведение доли бездиапаузных личинок и доли диапаузирующих нимф (столбец 3 и 6 в табл. 4). Величина P5 — это произведение доли диапаузирующих личинок и доли диапаузирующих нимф. P6 — доля нимф с повторной диапаузой.

Переход к оценке средней продолжительности поколения производится через промежуточную величину. Обозначим ее символом Q. Она рассчитывается умножением величины P3, P4, P5 и P6 на 3, 4, 5 и 6 ($Q3 = P3 * 3$, и т. д.). Средняя продолжительность поколения (TG) (*Time of Generation*) рассчитывается как сумма четырех Q: $TG = Q3 + Q4 + Q5 + Q6$ (Коротков, 1985, 2008).

Средний процент голодных взрослых клещей, прошедших 3, 4, 5 или 6-летний цикл развития составляет соответственно 34.5 ± 4.5 , 50.1 ± 1.3 , 13.2 ± 4.0 и 2.2 % (табл. 5). Таким образом, в долинных темных хвойных лесах Кемчугского нагорья менее половины клещей (34.5 %) проходят трехлетний цикл развития, а большая их часть (65.5 %) заканчивает развитие

Таблица 5

Средние значения вероятности развития *Ixodes persulcatus* по 3-, 4-, 5- и 6-летнему циклуTable 5. Survivorship probability values of the *Ixodes persulcatus* developmental phases of 3-, 4-, 5- and the 6-year cycle

P3	P4-L	P4-N	P4-S	P5	P6	Q3	Q4	Q5	Q6	TG
0.400	0.096	0.406	0.502	0.098	0	1.20	2.01	0.49	0	3.70
0.347	0.109	0.414	0.523	0.130	0	1.04	2.09	0.65	0	3.78
0.263	0.085	0.391	0.476	0.127	0.134	0.79	1.90	0.63	0.80	4.12
0.150	0.117	0.412	0.529	0.321	0	0.45	2.10	1.60	0	4.15
0.415	0.052	0.473	0.525	0.060	0	1.25	2.10	0.30	0	3.65
0.494	0.079	0.369	0.448	0.058	0	1.48	1.79	0.29	0	3.56
0.345 ± 0.045	0.099	0.420	0.501 ± 0.013	0.132 ± 0.040	0.022 ± 0.022	1.006	2.074	0.618	0.12	3.83 ± 0.10
583	—	—	847	223	37	Перелинявшие осенью (Σ = 1690)				
361	—	—	524	138	23	Дожившие до весны (Σ = 1046)				

Примечание. P3 — 3-летний цикл; P4-S — 4-летний цикл; P5 — 5-летний, P6 — 6-летний цикл. P4-N — цикл с диапаузой на стадии нимфы; P4-L — цикл с диапаузой на стадии личинки; P4-S — суммарная доля клещей, развивавшихся по 4-летнему циклу; Q3—Q6 — вспомогательные параметры, Q3 = P3*3; Q4 = P4*4... Q6 = P6*6; их сумма Q3+Q4+Q5+Q6 = TG (средняя продолжительность поколения).

за 4—6 лет. Приведенные данные позволяют рассчитать среднюю продолжительность генерации и соотношение в ней особей, прошедших развитие с морфогенетической диапаузой напивавшихся личинок и нимф. В среднем из 1046 половозрелых клещей, доживающих до начала весенне-летнего сезона, 361 представлены особями, прошедшими 3-летний цикл развития, 524 — 4-летними, 138 — 5-летними и 23 — 6-летними.

Таблица выживания таежного клеща

Демографические данные численности и смертности таежного клеща в природных условиях на всех фазах его развития — от яйца до половозрелой особи (Коротков, Кисленко, 1994, 1995, 1997) позволили впервые составить «Таблицу выживания» в абсолютных показателях обилия (табл. 6). По этой таблице оценивается выживаемость, смертность и удельная смертность особей в ходе онтогенеза. Выживаемость отражает процентную долю особей, доживающих до определенной фазы развития от исходного количества отложенных яиц. Выживаемость новорожденных в демографии принимается за 100 %; в нашем исследовании это число отложенных яиц. Смертность — вероятность погибнуть в возрастном или межфазовом интервале от x до $x + 1$. Эта величина вычисляется как разность между двумя последовательными значениями выживаемости. Удельная смертность означает долю клещей на какой-либо фазе развития x , погибающих до достижения фазы развития $x + 1$.

Выше было показано, что на 1 га обследуемой территории прокармливаются в среднем около 10 (10.1) самок, 5.5 из которых дают жизнеспособную яйцекладку, яйца в которой развиваются далее до отрождения личинок. Такое количество напивавшихся самок откладывает более 25 тыс. яиц, представляющих потенциальную численность гипотетического нового поколения таежного клеща. Из этого количества яиц отрождается к осени текущего года около 14 тыс. личинок. Потенциальная численность нового поколения снижается при этом на 45.6 % (табл. 6). Столь высокая смертность в данный период развития клеща весьма характерна для районов с умеренно теплым и коротким летом. В этих условиях личинки успевают вылупиться до наступления холодов только из яиц, отложенных самками в первой половине весенне-летнего сезона, обычно в период с мая до начала июля (Бабенко, Рубина, 1968). По нашим данным, жизнеспособные яйцекладки были получены и от самок, питавшихся в середине июля, хотя выплод личинок из поздних яйцекладок резко снижался.

Голодные личинки хорошо переносят зимовку. Их смертность в этот период составляет всего 9 % . Большинство перезимовавших личинок находят прокормителей главным образом среди мелких млекопитающих. Успешно питаются свыше 11 600 личинок из числа 12 500 перезимовавших голодных особей. Удельная смертность клещей на данном этапе невысока и составляет 6.9 % (табл. 6). Сытые личинки в основной своей массе, независимо от того, проходило ли их развитие с диапаузой или без нее, успешно линяют на нимфу. Удельная смертность клещей в этот период составляет 6.1 %, а численность нового поколения составляет свыше 43 % от потенциала. Численность голодных нимф превышает 10 900 осо-

Таблица 6

«Таблица выживания» таежного клеща в темнохвойных лесах Кемчугского нагорья
в среднем за 1986—1991 гг.

Table 6. «Life table» of the *Ixodes persulcatus* developmental phases
in coniferous forests of the Kemchug upland, average values per ha and percentages,
1986—1991

Фаза развития	Число особей на 1 га	Выживаемость, %	Смертность, %	Удельная смертность, %
Яйца	25250	100		
Голодные личинки (осень)	13750	54.4	45.6	45.6
Голодные личинки (весна)	12500	49.5	4.9	9.0
Сытые личинки	11643	46.1	3.4	6.9
Голодные нимфы (осень)	10933	43.3	2.8	6.1
Голодные нимфы (весна)	9895	39.2	4.1	9.5
Сытые нимфы	2063	8.2	31.0	77.8
Голодное имаго (осень)	1774	7.0	1.2	14.6
Голодное имаго (весна)	1084	4.3	2.7	38.9
Сытые самки (самки+самцы)	10.1 (20.2)	0.04 (0.08)	4.3 (4.2)	93.2 (98.1)
Сытые самки (самки+самцы), давшие жизнеспособных личинок	5.5 (11.2)	0.02 (0.04)	0.02 (0.04)	45.5 (44.5)

бей/га осенью, к весне перезимовывают около 9900 особей/га (табл. 6). Численность же напитавшихся нимф снижается до 2063 особи/га или до 8.2 % от потенциала. Удельная смертность нимф на этом этапе достигает 77.8 %. Значительная часть напитавшихся нимф линяет на имаго к осени текущего или следующего года. Суммарное обилие перелинявших клещей осенью превышает 1770 особей/га. В период от насыщения нимф до превращения их во взрослую особь удельная смертность потомков составляет 14.6 % по сравнению с 6.1 % при переходе от сытой личинки к голодной нимфе (табл. 6). Это связано с более длительным периодом развития нимф, среди которых в диапаузу впадает 54.35 ± 4.17 % напитавшихся особей, а среди личинок только 22.75 ± 5.42 % (табл. 4).

Отродившиеся голодные взрослые клещи вопреки сложившемуся ранее мнению переносят зимовку значительно хуже, чем голодные нимфы и личинки. Удельная смертность этих фаз развития составляет соответственно 38.9, 9.5 и 9.0 % (табл. 6). Из 1084 успешно перезимовавших голодных адултных клещей, среди которых примерно половину составляют самки, только единичные особи находят прокормителей и становятся родителями нового поколения. Среднее число клещей нового поколения (самцы и самки), участвующих в размножении, составляет всего 20.2 особи или 1.86 % от числа всех перезимовавших, а число самок, давших жизнеспособную яйцекладку с последующим выводом личинок, снижается до 5.5 на 1 га. Всего с учетом самцов в образовании новой генерации участвует примерно 2 % (1.86 %) от числа всех перезимовавших клещей. Удельная смертность среди половозрелых клещей летней когорты достигает максимальных значений и составляет 98.1 % (табл. 6).

Таблица выживания — одна из важнейших демографических характеристик в экологии, отражающих стратегию популяции по ее адаптации к

условиям среды обитания. Она служит своеобразным популяционным паспортом, в котором отражены числовые параметры онтогенетического развития и дается представление об основных механизмах управления численностью исследуемого вида животного на разных фазах его развития (Alle et al., 1949; Лэк, 1957; Коли, 1979).

В условиях таежных лесов Кемчугского нагорья наиболее заметное влияние внешних условий на численность потомства таежного клеща проявляется в период яйцекладки и выплода голодных личинок, а также в период зимовки голодных половозрелых клещей.

Смертность питающихся фаз развития *I. persulcatus* в наибольшей степени обусловлена биотическими факторами, среди которых важнейшие — паразито-хозяинные отношения. Особи питающихся фаз испытывают дефицит прокормителей, что наиболее отражается на удельной смертности напивавшихся нимф (77.8 %) и половозрелых клещей (98.1 %) в период ожидания ими хозяина (табл. 6), а наименьшая удельная смертность из-за дефицита хозяев наблюдается у личинок — 6.9 %.

Абсолютное большинство перезимовавших личинок находит прокормителей преимущественно среди мелких млекопитающих. Если бы эти позвоночные выступали в качестве равноценных хозяев как для личинок, так и нимф, то удельная смертность среди нимф могла бы быть даже меньшей, чем среди личинок. В действительности же этого не наблюдается. По-видимому, нимфы отдают предпочтение прокормителям более крупного размера. В условиях Кемчугского нагорья на млекопитающих среднего размера и птиц приходилось 27.8 % всех прокормленных нимф, а на мелких млекопитающих (грызуны и землеройки) 72.2 % (табл. 3), но совокупная численность первой из указанных групп прокормителей составляла всего 2.03 на 1 га (табл. 2), что в десятки раз ниже численности мелких млекопитающих, которая составляла 243 зверька на 1 га и колебалась в пределах 110—385 (Коротков, Кисленко, 2002).

Напивавшиеся личинки и нимфы хорошо переносят неблагоприятные погодные условия. Удельная смертность сытых личинок и нимф от момента их питания до превращения в следующую фазу развития, включая и смертность особей, развивающихся с диапаузой, составила соответственно 6.1 и 14.6 % (табл. 6).

Принято считать, что численность таежного клеща в ходе онтогенеза наиболее существенно сокращается в период питания преимагинальных фаз развития: в наибольшей степени в период питания личинок и в меньшей — в период питания нимф. По данным различных авторов, гибель личинок в это время достигает 40—90 % (Бабенко, Рубина, 1968; Коренберг, Ковалевский, 1977; Филиппова, 1985; Окулова, 1986; Балашов, 1996). Столь высокую гибель клещей связывают обычно с различными поведенческими реакциями хозяина, наличием врожденной и приобретенной устойчивости позвоночных к нападению клещей.

Представление о высокой смертности преимагинальных фаз развития в процессе питания сложилось в результате лабораторных опытов, в которых отмечалось увеличение смертности клещей в ответ на увеличение их обилия на позвоночном хозяине (Кучерук и др., 1955; Никитина, Аристова, 1964; Аристова, 1977; Nosek et al., 1978; Brossard, Wikel, 1997).

Противоречия между результатами лабораторных опытов и наших наблюдений за природными популяциями не имеют принципиального значения при демографическом анализе, поскольку в естественных условиях число одновременно присасывающихся личинок на одном зверьке находится на значительно более низком уровне, чем это задается в лабораторных опытах. В ходе лабораторных опытов и полевых наблюдений решаются различные задачи. В лаборатории исследуется наличие и пределы взаимных морфофизиологических адаптаций клещей и их хозяев на уровне особей. В природных условиях исследуются особенности биологии таежного клеща на популяционном и биоценотическом уровнях. На этих двух уровнях имеются свои собственные механизмы регуляции паразито-хозяинных отношений, которые позволяют весьма эффективно избегать чрезмерного обилия клещей на прокормителях. Реализация таких механизмов осуществляется за счет постепенной активации клещей в течение весенне-летнего сезона, достаточно длительной продолжительности жизни голодных клещей, достигающей в это время двух и более месяцев, быстрой сменяемости поколений отдельных видов мелких млекопитающих — основных прокормителей личинок и нимф. В этих условиях обилие преимагинальных фаз на одном зверьке довольно редко достигает высоких значений, а приобретенная устойчивость грызунов и насекомых к нападению клещей не успевает проявлять себя в достаточной мере как регулятор, способный существенно ограничивать число одновременно паразитирующих клещей на одном животном.

Список литературы

- Аристова В. А. 1977. Взаимосвязь иксодовых клещей и мелких лесных грызунов в очагах клещевого энцефалита и факторы ее определяющие: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 16 с.
- Арумова Е. А., Рубина М. А. 1974. Первое появление активности (активация) клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. и продолжительность их жизни в Западных Саянах. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 2: 179—186.
- Бабенко Л. В. 1956. К вопросу о сезонных явлениях в жизни клещей *Ixodes ricinus* L. и *I. persulcatus* P. Sch. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 4: 346—352.
- Бабенко Л. В., Платонова В. Ф. 1965. О диапаузе личинок *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae). Экспериментальные данные о воздействии фотопериода на голодных и сытых личинок. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 1: 69—73.
- Бабенко Л. В., Рубина М. А. 1961. О сроках развития *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Красноярском крае и прогнозах его обилия. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 4: 409—416.
- Бабенко Л. В., Рубина М. А. 1968. Закономерности развития таежного клеща в районе Кемчугского стационара. В кн.: Поспелова-Штром М. В., Рашина М. Т. (ред.). Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в природном очаге. М. 138—168.
- Балашов Ю. С. 1996. Место иксодовых клещей (Ixodidae) в лесных экосистемах. Паразитология. 30 (3): 193—203.
- Барановский П. М., Коренберг Э. И. 1980. О полноте учета *Ixodes persulcatus* в зависимости от продолжительности их вылова на площадках (Ixodidae). Паразитология. 14(3): 273—275.
- Белозеров В. Н. 1965. Диапауза у иксодовых клещей. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского. 1963—1964 гг. Л. 12—33.

- Белозеров В. Н. 1968. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей. В кн.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л. 100—128.
- Белозеров В. Н. 1981. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция. Паразитол. сб. Л. 30: 22—46.
- Белозеров В. Н. 1995. Фотопериодическая регуляция развития диапаузы нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Паразитология. 29(2): 101—104.
- Беляева Н. С., Рябова И. С. 1971. Жизненные циклы иксодовых клещей на юге Хабаровского края. Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск. 9: 302—326.
- Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С., Коротков Ю. С. 1994. Оценка численности рыжей полевки по результатам абсолютного и относительного учетов. В кн.: Синантропные грызуны. М.: ИЭМЭЖ РАН. 204—210.
- Волкович Т. А. 1997. Влияние постоянных и переменных температур на индукцию диапаузы у златоглазки *Chrysopa phyllochroa* Wesm. (Neuroptera, Chrysopidae). Энтомол. обзор. 76(2): 241—250.
- Горышин Н. И., Тыщенко В. П. 1968. Физиологические механизмы фотопериодической реакции и проблема эндогенных ритмов. Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л.: Наука. 192—269.
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Наука. 243 с.
- Данилевский А. С. 1972. Система экологических адаптаций насекомых к сезонности климата. Проблемы фотопериодизма и диапаузы у насекомых. Л.: Наука. 15—25.
- Дулькейт Г. Д. 1964. Вопросы и методы оценки производительности охотничьих угодий Алтае-Саянской горной тайги. Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск. 4: 1—351.
- Жмаева З. М. 1969. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южно-таежных лесах. Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск. 118—141.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. 180 с.
- Качанко Н. И. 1978. Развитие иксодовых клещей у северных границ ареалов в Амурской области. Паразитология. 12(3): 218—225.
- Кисленко Г. С., Коротков Ю. С. 1990. Количественная характеристика бурундука природных очагов арбовирусных инфекций Средней Сибири. В кн.: V съезд Всесоюз. териологич. общ-ва АН СССР (Тез. докл.). М. 2: 81—82.
- Коли Г. 1979. Анализ популяций позвоночных. М., Мир, 362 с. (Caughley G. 1977. Analysis of vertebrate populations. London, New York, Sydney, Toronto, A. Wiley Interscience Publication. 355 p.).
- Колонии Г. В., Киселев О. Н., Болотин Е. И. 1975. Опыт абсолютного учета пастбищных иксодовых клещей (Parasiformes, Ixodidae) на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня. Паразитология. 9(5): 419—424.
- Коренберг Э. П., Ковалевский Ю. В. 1977. Общая схема циркуляции вируса клещевого энцефалита. Зоол. журн. 56(10): 1467—1478.
- Коренберг Э. П., Ковалевский Ю. В. 1982. Абсолютный учет взрослых голодных клещей *Ixodes persulcatus* методом пробных площадок (Ixodidae). Паразитология. 16(1): 224—229.
- Коротков Ю. С. 1985. Регуляция скорости размножения и выживания таежного клеща в обработанных акарицидами очагах клещевого энцефалита. Антропогенное воздействие на условия существования природных очагов болезней человека. М.: Наука. 130—139.
- Коротков Ю. С. 2004. Методы оценки демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) по результатам стандартных паразитологических наблюдений. Паразитология. 38(6): 492—502.
- Коротков Ю. С. 2008. Изменчивость продолжительности цикла развития таежного клеща в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии. Паразитология. 42(4): 264—270.

- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 1991. Морфогенетическая диапауза таежного клеща и методы ее количественной оценки в условиях полевого эксперимента. Паразитология. 25(6): 494—503.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 1994. Абсолютное и относительное обилие имаго таежного клеща в долинных темнохвойно-лиственных лесах северо-западных отрогов Восточного Саяна. Паразитология. 28(3): 177—185.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 1995. Соотношение светового и гигротермического факторов в детерминации морфогенетической диапаузы личинок и нимф таежного клеща на северо-западных отрогах Восточного Саяна. Паразитология. 29(3): 145—153.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 1997. Распределение голодных и сытых имаго таежного клеща (Ixodidae) на площадках абсолютного учета численности. Паразитология. 31(1): 3—11.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 2001. Демографическая структура популяции таежного клеща (Ixodidae) в долинных темнохвойных лесах Кемчугского нагорья по состоянию на 1986—1991 гг. Паразитология. 35(4): 265—274.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 2002. Причины колебаний демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) в темнохвойно-лиственных лесах Кемчугского нагорья. Паразитология. 36(5): 345—355.
- Кучерук В. В., Сидорова Г. А., Жмаева З. М. 1955. О самозащите мелких грызунов от личинок иксодовых клещей. Зоол. жури. 34(4): 948—890.
- Лыков В. А. 1966. Послезимовочная активация, обилие и физиологический возраст активизирующихся клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Пермской области. Уч. зап. Перм. ун-та. 130: 158—163.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностранной литературы. 404 с. (Lack D. 1955. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford).
- Морозов Ю. В. 1960. Разработка методов абсолютного учета клещей в очагах клещевого энцефалита. Реферативный сборник научно-практических работ по дезинфекции. М.: 1: 70—72.
- Наумов Р. Л. 1975. Распределение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы его определяющие. Сообщение 3. Развитие личинок и нимф и состав клещей различных генераций в популяции имаго. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 1: 10—16.
- Наумов Р. Л., Рубина М. А. 1970. Распределение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы его определяющие. Сообщение 2. Прокормление личинок и нимф *I. persulcatus* мелкими млекопитающими. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 5: 578—583.
- Никитина Н. А., Аристова В. А. 1964. О защитных реакциях к клещам у грызунов // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 2: 141—144.
- Окулова Н. М. 1986. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука, 248 с.
- Олсуфьев Н. Г. 1953. К экологии лугового клеща *Dermacentor pictus* Herm., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе европейской части РСФСР. Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М. 8: 49—98.
- Поспелова-Штром М. В., Рашина М. Т. (ред.). 1968. Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М.: Медицина. 432 с.
- Сердюкова Г. В. 1948. Метод определения продолжительности цикла развития у клещей семейства Ixodidae. Паразитол. сб. Л. 10: 41—50.
- Сердюкова Г. В. 1960. Цикл развития клещей Ixodidae. Тр. Всесоюз. энтомол. общ-ва. 47: 273—289.
- Смирнов В. М. 1967. Промысловые млекопитающие как прокормители иксодовых клещей в очагах клещевого энцефалита северо-восточного Алтая. В кн.: Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск. 102—115.

- Филиппова Н. А. (ред.). 1985. Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука. 416 с.
- Хейсин Е. М. 1955. Продолжительность развития личинок и нимф *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* в разные сезоны года (к вопросу о диапаузе). Тр. Карело-Финского ун-та. Петрозаводск. 6: 28—44.
- Хижинский П. Г. 1963. Активация, численность и продолжительность активной жизни клещей *Ixodes persulcatus* в лесах Красноярского края. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 1: 6—13.
- Addisson P. L. 1964. Action of the photoperiod in controlling insect diapause. The American Naturalist. 98: 357—374.
- Alle W. C., Emerson A. E., Park O., Schmidt K. P. 1949. Principles of Animal Ecology. Philadelphia, N. B. Saunders Company. 837 p.
- Beck S. D. 1980. Insect photoperiodism. New York, Academic Press. 387 p.
- Brossard M., Wikel S. K. 1997. Immunology of infections between ticks and hosts. Medical and Veterinary Entomology. 11: 270—276.
- Bunning E. 1969. Common features of photoperiodism in plant and animals. Photochemistry and Photobiology. 9(3): 219—228.
- Finney D. J. 1947. Probit analysis at statistical treatment of the sigmoid response curve. Cambridge, Cambridge University Press. 180 p.
- Fujisaki K., Ritaoka Sh., Morii T. 1973. Effect of photoperiod on the ovipositional patterns of *Haemaphysalis longicornis* and *Ixodes persulcatus* (Ixodoidea: Ixodidae). National Institute of Animal Health quarterly. 13(1): 8—13.
- Loew J. 1962. Untersuchungen über den Einfluss exogener Faktoren auf die Metamorphose von *Ixodes ricinus*. In: XI Internationaler Kongress für Entomologie, Wien. 1: 774.
- Nosek J., Rajčani G., Kozuch O. 1978. Reaction of the host to the tick bite. III. The bite of viruliferous *Ixodes ricinus* female. Zentralblatt für Bakteriologie, Mikrobiologie und Hygiene. Series A. 242: 68—118.
- Saunders D. S. 1981. Insect photoperiodism — the clock and counter: a review. Journal of Insect Physiology. 6: 99—115.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1985. Seasonal adaptations of insect. New York, Oxford, Oxford University Press. 428 p.
- Wilde J. 1962. Photoperiodism in Insect and Mites. Annual Review of Entomology. 7: 1—26.

LIFE CYCLE OF THE TAIGA TICK *IXODES PERSULCATUS* IN TAIGA FORESTS OF THE EASTERN SAYAN PLATEAU

Yu. S. Korotkov

Key words: *Ixodes persulcatus*, life cycle, morphogenetic diapause, life table, population pyramid, parasite population demography.

SUMMARY

The *Ixodes persulcatus* life cycle has been studied in natural environments of taiga forests in The Eastern Sayan Plateau (56°10' N, 91°30' E). Engorged larvae and nymphs develop with a morphogenetic diapause or without diapause, with ratio of these two ways of development for larvae and nymphs 77.25/22.75 % and 43.43/56.57 %, respectively. The hypothetic season hemipopulation consists of 34.5 ± 4.5 , 50.1 ± 1.3 , 13.2 ± 4.0 и 2.2 % of unfed imagoes, completing 3-year, 4-year, 5-year, and 6-year life cycles, respectively. Mean life span is 3.83 ± 0.10 years per generation. The «life table» predicting the probability to complete life cycle through phases from egg to adult, was developed.